

# 斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯不同抗性水平与解毒代谢酶的关系

肖 鹏, 贺 金, 刘永杰\*, 邱秀翠, 焦艳艳

(山东农业大学植物保护学院, 山东泰安 271018)

**摘要:** 为探讨斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fabricius) 对氯氟氰菊酯抗性水平与解毒代谢酶之间的关系, 以泰安郊区对氯氟氰菊酯抗性为 543.7 倍的斜纹夜蛾田间种群为材料, 研究了药剂汰选与否的抗性动态及不同抗性水平的解毒代谢酶活性变化。结果表明: 室内继代饲养至第 30 代, 不接触任何药剂的抗性下降至 102.3 倍, 用氯氟氰菊酯汰选 28 代后, 抗性上升到 3 049.3 倍, 而在药剂汰选至第 14 代, 抗性已至 2 593.8 倍时, 停止用氯氟氰菊酯汰选, 到第 30 代的抗性又降至 786.3 倍。表明斜纹夜蛾抗氯氟氰菊酯田间种群, 在无药剂选择压力时抗性水平会显著下降, 继续给予药剂汰选会使抗性水平显著上升。检测斜纹夜蛾田间种群 5 龄幼虫中肠酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶活性, 发现与敏感种群有显著性差异, 而多功能氧化酶 O-脱甲基活性与敏感种群的差异不明显; 给予氯氟氰菊酯药剂汰选, 酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶和多功能氧化酶 O-脱甲基 3 种酶的活性均呈显著增加趋势; 停止用氯氟氰菊酯汰选后, 3 种酶的活性又呈显著下降趋势; 不接触任何药剂, 随着饲养世代数的增加, 其酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶的活性也呈下降趋势。结果提示斜纹夜蛾幼虫酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶和多功能氧化酶 O-脱甲基活性的提高是斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯抗性上升的重要原因。

**关键词:** 斜纹夜蛾; 氯氟氰菊酯; 抗药性; 抗性选育; 解毒代谢酶

中图分类号: Q965.9 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2009)10-1097-06

## The relationship of resistance to lambda-cyhalothrin with detoxification enzyme activity in *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae)

XIAO Peng, HE Jin, LIU Yong-Jie\*, QIU Xiu-Cui, JIAO Yan-Yan (College of Plant Protection, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 27018, China)

**Abstract:** To determine the relationship between the resistance to lambda-cyhalothrin and the detoxification enzymes of the common cutworm, *Spodoptera litura* (Fabricius), we investigated the resistance levels and activities of detoxification enzymes in lambda-cyhalothrin selected and non-selected populations based on a field population collected from Tai'an suburb with 543.7-fold resistance to lambda-cyhalothrin by topical application. The results indicated that the resistance of the original population decreased to 102.3-fold at F<sub>30</sub> generation without exposure to any insecticide and increased to 3 049.3-fold at F<sub>30</sub> generation after selection with lambda-cyhalothrin for 28 generations. When selection stopped from F<sub>15</sub> generation, the resistance decreased again from 2 593.8-fold at F<sub>14</sub> to 786.3-fold at F<sub>30</sub> generation. Compared with the susceptible strain, the activities of esterase and glutathione S-transferase in midguts of the 5th instar larvae of the original field generation were significantly higher, while the activity of microsomal O-demethylase showed no significant difference. For the selected generations, the activities of esterase, glutathione S-transferase and microsomal O-demethylase were significantly increased. After selection stopped, the activities of three detoxification enzymes decreased significantly. For non-selected generations, the activities of esterase and glutathione S-transferase also decreased gradually, but were still significantly higher at F<sub>30</sub> generation than those of the susceptible strain. The results suggest that the enhancement in activities of esterase, glutathione S-transferase and microsomal O-demethylase is an important mechanism for the resistance increase of *S. litura* to lambda-cyhalothrin.

**Key words:** *Spodoptera litura*; lambda-cyhalothrin; insecticide resistance; resistance selection;

基金项目: 山东省“十一五”科技攻关项目(2008GG10009032); 教育部留学回国基金

作者简介: 肖鹏, 男, 1984 年生, 硕士研究生, 研究方向为害虫抗药性, E-mail: xdd\_528@163.com

\* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: lyj@sdaa.edu.cn

收稿日期 Received: 2009-04-26; 接受日期 Accepted: 2009-08-31

## detoxification enzymes

斜纹夜蛾 *Spodoptera litura* (Fabricius) 是一种世界性分布的多食性害虫, 该虫以往在我国各地多为间歇性发生, 一般不会造成严重危害。近些年来随着我国农业生态系统和作物种植结构的变化, 在许多地区连续多年大发生, 已成为影响农作物、蔬菜、花卉、牧草等生产的严重害虫(周晓梅和黄炳球, 2002; Ahmad *et al.*, 2007; 黄水金等, 2007)。目前防治斜纹夜蛾的有效措施不多, 主要依靠化学药剂进行防治。但是大量使用化学农药导致斜纹夜蛾对有机氯、有机磷、氨基甲酸酯、拟除虫菊酯及苏云金杆菌  $\delta$ -内毒素等多类杀虫剂产生了不同程度的抗药性(吴世昌等, 1995; Murugesan and Dhingra, 1995; Rao and Dhingra, 1996; Armes *et al.*, 1997; Kim *et al.*, 1998; Niranjana and Regupathy, 2001; Kranthi *et al.*, 2002; Huang *et al.*, 2006; 2007), 化学防治效果明显下降, 对斜纹夜蛾的防治越来越困难。

拟除虫菊酯类杀虫剂因其高效、低毒、易降解及使用成本较低等特点仍被广泛用于农业害虫的防治。此类农药是我国以往防治斜纹夜蛾的主要药剂种类, 现在防治效果普遍较差, 生产上常靠增加药剂使用量来提高防治效果(黄水金等, 2007), 这又进一步加剧了农产品的农药残留和害虫抗药性问题。造成斜纹夜蛾难防治的原因是多方面的, 其中对拟除虫菊酯类杀虫剂等产生抗药性是一个重要原因。探明我国斜纹夜蛾对拟除虫菊酯类杀虫剂抗性变化规律和抗性机理, 有针对性地采取一些技术措施提高药剂毒力, 恢复和保护使用这类药剂, 减少田间使用量, 降低农产品农药残留等方面具有非常重要的意义。为此, 我们探讨了斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯的抗性发展规律及其与解毒代谢酶之间的关系, 为斜纹夜蛾抗性治理提供依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试斜纹夜蛾

敏感种群(S): 江苏省植物保护研究所提供的斜纹夜蛾与其他地区的斜纹夜蛾比较相对敏感, 在室内用人工饲料(陈其津等, 2000)对其又进行了3次单卵块筛选, 进一步提高其敏感性后作为敏感种群。饲养条件为  $27 \pm 1^\circ\text{C}$ , 光周期为 14L: 10D 的光照培养箱。

抗性种群: 2005 年 9 月采自泰安市郊区白菜田的斜纹夜蛾大龄幼虫, 对氯氟氰菊酯抗性达到 500 倍以上。从该种群中分出一部分在室内未接触任何药剂的情况下, 用人工饲料连续饲养, 测定不同世代的抗性水平, 观察抗性减退趋势, 这部分种群用 R 表示。另外一部分在室内用氯氟氰菊酯药液点滴处理 3 龄幼虫, 进行抗药性选育, 进一步提高其抗性, 这部分种群用 RR 表示。筛选到 14 代后又分为两部分, 一部分继续用点滴法选育, 另一部分停止汰选, 也不接触任何药剂, 用人工饲料继续饲养, 观察抗性变化情况, 停止汰选后的这部分种群用 R<sub>r</sub> 表示。饲养条件同上。

### 1.2 供试药剂和试剂

92.0% 氯氟氰菊酯原药由山东华阳农药化工集团提供; 还原型谷胱甘肽(GSH)、还原型辅酶 II (NADPH) 和牛血清白蛋白(BAS)为 Sigma 产品; 苯甲基硫酰氟(PMSF)、固蓝 B 盐、考马斯亮蓝 G-250 和 1, 2-二氯-4-硝基苯(DCNB)为 Fluka 产品; 二巯苏糖醇(DTT)为 Serva 产品; 对-硝基苯酚购自江苏吴江市青云精细化工厂;  $\alpha$ -乙酸萘酯( $\alpha$ -NA)、乙二胺四乙酸(EDTA)和苯基硫脲(PTU)购自上海试剂一厂; 其他试剂均为化学纯。

### 1.3 抗药性选育和测定方法

采用点滴法进行抗药性选育和测定。将原药用丙酮稀释成 6~8 个系列浓度, 用毛细管微量点滴器(容积为 0.048  $\mu\text{L}$ )分别将药液点滴于 3 龄(体重为 8~13 mg/头)幼虫胸部背面。每处理 3 龄幼虫 30 头, 重复 3 次, 每浓度共处理 90 头, 以丙酮作对照。每培养皿内放处理 3 龄幼虫 5 头, 喂以人工饲料, 放入  $27 \pm 1^\circ\text{C}$ , 光周期为 14L: 10D 的光照培养箱内, 处理 48 h 后检查结果。按 Abbott 公式和 Finney 几率法(1971)计算毒力回归式、LD<sub>50</sub> 值及 95% 置信限。使用略低于 LD<sub>50</sub> 的剂量点滴处理下一代 3 龄幼虫 600~800 头, 72 h 后将存活幼虫转入盛有人工饲料的指形管内直至化蛹。幼虫孵化后用人工饲料集中饲养至 3 龄供汰选和抗性测定用。

### 1.4 代谢酶活性测定方法

1.4.1 酶源制备: 实验用的斜纹夜蛾 5 龄幼虫(体重为 200~220 mg)均是在指形管内用人工饲料单头饲养。参照于彩虹和高希武(2005)的一步分离法。在冰盘上盛有 1.15% KCl 溶液的培养皿中解剖 5 龄幼虫, 取出中肠清洗干净后放入玻璃匀浆器

中,加入 4 mL 0.1 mol/L 磷酸钠缓冲液(pH 7.5, 含 0.5 mmol/L DTT、1 mmol/L EDTA、1 mmol/L PTU、1 mmol/L PMSF、10% 甘油),在冰浴内匀浆。每处理取 10 头幼虫中肠。匀浆液于 10 000 g、4℃ 条件下离心 20 min,取上清液在 18 000 g、4℃ 离心 50 min,所得酶液供酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶和多功能氧化酶 O-脱甲基活性测定用。

**1.4.2 酯酶活力测定:**参照 Han 等(1998)的方法。取 1 mL 酶液、2 mL  $\alpha$ -乙酸萘酯(1 mmol/L)和固蓝 B 盐(1 mmol/L)混合溶液,27℃ 温浴 30 min,在紫外可见分光光度计波长 595 nm 处测定 OD 值(每一样品测定 3 次,取平均值)。每处理重复 3 次。酶活力单位以  $\mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  表示。

**1.4.3 谷胱甘肽 S-转移酶活性测定:**参照 Booth (1961)的方法。取 0.5 mL 酶液、0.1 mL DCNB 丙酮溶液(30 mmol/L)和 2.4 mL 磷酸缓冲液(同匀浆缓冲液,含 50 mmol/L 还原型谷胱甘肽),以不加酶液,多加 0.5 mL 磷酸缓冲液作对照。将以上溶液混匀,在 27℃,340 nm 处测定 5 min 内 OD 值。每处理重复 3 次。酶源经蛋白质含量测定,计算出谷胱甘肽 S-转移酶的比活力( $\text{OD} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ )。

**1.4.4 多功能氧化酶 O-脱甲基活性测定:**参照 Hansen 和 Hodgson(1971)的方法。取 1 mL 酶液、1 mL 对硝基苯甲醚(4 mmol/L)、0.2 mL NADPH (0.5 mmol/L)和 0.8 mL 磷酸缓冲液(0.1 mol/L, pH 7.5),以不加 NADPH,多加 0.2 mL 磷酸缓冲液作对照。37℃ 温育 30 min,加入 1 mL HCl (1 mol/L)终止反应。再加入 5 mL 氯仿萃取,在氯仿层移取 3 mL 到另一试管内,加入 3 mL NaOH

(0.5 mol/L)溶液萃取。取 NaOH 溶液层 2 mL,在波长 400 nm 处测定 OD 值(每一样品测定 3 次,取平均值)。每处理重复 3 次,用对硝基苯酚制作标准曲线。酶活力单位以  $\text{nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$  表示。

**1.4.5 蛋白质含量测定:**参照 Bradford(1976)的方法。

## 1.5 数据统计与分析

采用 SPSS 17.0 软件对实验数据进行处理和分析,不同处理间差异显著性水平为  $P=0.05$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯抗性的变化

在室内相同条件下用人工饲料饲养斜纹夜蛾抗氯氟氰菊酯田间种群和敏感种群。2005 年 9 月采自泰安市郊区蔬菜上的斜纹夜蛾种群,用点滴法测定 3 龄幼虫对氯氟氰菊酯的抗性(图 1)。结果表明,田间种群对氯氟氰菊酯的抗性敏感种群的 543.7 倍,达到极高水平抗性。为了观察该抗性种群对氯氟氰菊酯抗性的变化趋势,从该种群中分出一部分用氯氟氰菊酯药液点滴处理 3 龄幼虫,饲养 30 代,抗性汰选 28 代。对氯氟氰菊酯抗性发展结果为:在抗性汰选的前 7 代抗性缓慢上升,并且抗性水平出现一定的波动;从第 8 代开始,抗性迅速上升,至第 15 代抗性达到 2 765.4 倍;此后抗性又处于缓慢上升阶段,至 30 代抗性为 3 049.3 倍,抗性水平趋于稳定。另一部分在室内未接触任何药剂的情况下,用人工饲料连续饲养 30 代,测定不同世代抗性水平。结果表明:随着饲养代数的增加,抗

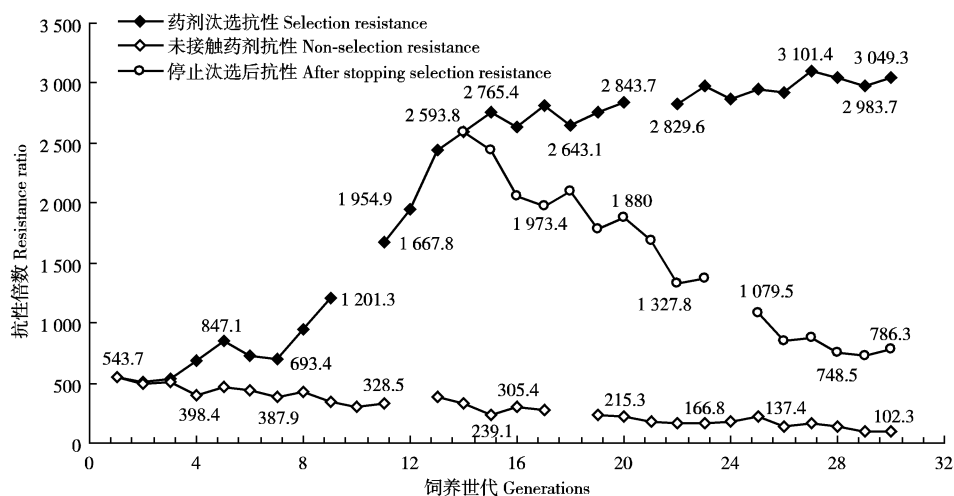


图 1 氯氟氰菊酯汰选和未汰选过程中斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯抗性的变化

Fig. 1 Change in resistance of the common cutworm, *Spodoptera litura* to lambda-cyhalothrin during the selection and non-selection period

性水平逐渐下降,由第 1 代的 563.7 倍下降到第 11 代的 328.4 倍,第 20 代的 215.3 倍,第 30 代的 102.3 倍。与敏感种群相比,抗性水平仍然较高,说明田间形成的该抗性种群在停止使用药剂一定时间内很难恢复到对氯氟氰菊酯的敏感性水平。抗性种群汰选到第 14 代后又分出一部分,停止用氯氟氰菊酯汰选,也不接触其他任何药剂,用人工饲料继续饲养至第 30 代。测定抗性结果表明:对氯氟氰菊酯的抗性呈迅速下降趋势,由开始第 14 代的 2 593.8 倍下降到第 20 代的 1 880 倍,第 25 代的 1 079.5 倍,第 30 代的 786.3 倍。与敏感种群比较,仍处于比较高的抗性水平,恢复到敏感水平更为困难。

2.2 氯氟氰菊酯汰选过程中斜纹夜蛾幼虫中肠解毒代谢酶活性的变化

在室内相同条件下测定用氯氟氰菊酯汰选和未汰选斜纹夜蛾田间种群不同世代及敏感种群 5 龄幼

虫中肠解毒代谢酶活性变化(表 1),结果表明:2005 年 9 月采集的斜纹夜蛾田间原始种群(第 1 代)酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶的活性与室内敏感种群比较存在显著差异,而这两个种群之间多功能氧化酶 O-脱甲基活性差异不明显。在室内未接触任何药剂情况下连续饲养田间种群 30 代,分别测定第 1, 8, 14, 22 及 30 代幼虫酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶及多功能氧化酶 O-脱甲基活性,除田间种群饲养 30 代后多功能氧化酶 O-脱甲基活性没有发生显著变化外,田间种群酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶活性随着饲养世代数增加均呈下降趋势。与第 1 和 8 代相比,第 14, 22 和 30 代的酯酶活性下降显著;与第 1 代相比,第 8 和 14 代的谷胱甘肽 S-转移酶活性下降显著,第 22 和 30 代的谷胱甘肽 S-转移酶活性下降更显著。第 30 代的酯酶和谷胱甘肽 S-转移酶活性仍然显著高于敏感种群的活性。

表 1 用氯氟氰菊酯汰选和未汰选斜纹夜蛾种群不同世代解毒代谢酶活性

Table 1 The activities of detoxification enzymes in different generations from the field population of *Spodoptera litura* under lambda-cyhalothrin selection and non-selection

世代 Generations	酯酶 Esterase ( $\mu\text{mol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ )	谷胱甘肽 S-转移酶 Glutathione S-transferase ( $\text{OD} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ )	多功能氧化酶 O-脱甲基酶 Microsomal O-demethylase ( $\text{nmol} \cdot \text{min}^{-1} \cdot \text{mg}^{-1}$ )
RR			
8	1.870 $\pm$ 0.417 d	1.856 $\pm$ 0.364 e	0.874 $\pm$ 0.263 c
14	2.706 $\pm$ 0.634 e	2.237 $\pm$ 0.327 f	0.913 $\pm$ 0.227 c
22	3.251 $\pm$ 0.649 f	2.478 $\pm$ 0.489 g	1.369 $\pm$ 0.394 d
30	3.173 $\pm$ 0.711 f	2.532 $\pm$ 0.648 g	1.574 $\pm$ 0.367 e
Rr			
22	2.567 $\pm$ 0.453 e	1.919 $\pm$ 0.549 e	0.905 $\pm$ 0.294 c
30	1.774 $\pm$ 0.421 d	1.746 $\pm$ 0.457 d	0.642 $\pm$ 0.173 b
R			
1	1.349 $\pm$ 0.510 c	1.670 $\pm$ 0.435 d	0.221 $\pm$ 0.086 a
8	1.283 $\pm$ 0.417 c	1.323 $\pm$ 0.321 c	0.239 $\pm$ 0.067 a
14	1.016 $\pm$ 0.274 b	1.288 $\pm$ 0.302 c	0.260 $\pm$ 0.091 a
22	0.983 $\pm$ 0.328 b	1.017 $\pm$ 0.279 b	0.217 $\pm$ 0.047 a
30	0.923 $\pm$ 0.386 b	0.924 $\pm$ 0.347 b	0.261 $\pm$ 0.053 a
S	0.642 $\pm$ 0.203 a	0.810 $\pm$ 0.263 a	0.243 $\pm$ 0.067 a

注 Notes: 表中数据为平均值  $\pm$  标准误,同一栏数据后相同字母表示差异不显著(Tukey 检验,  $P \leq 0.05$ )。The data in the table are means  $\pm$  SE, and those in the same column followed by the same letters are not significantly different by Tukey's test ( $P \leq 0.05$ ).

测定用氯氟氰菊酯汰选斜纹夜蛾田间种群不同世代 5 龄幼虫中肠解毒代谢酶活性结果表明:与田间原始种群(第 1 代)相比,第 8, 14, 22 和 30 代的酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶和多功能氧化酶 O-脱甲基活性均呈显著增加趋势。从第 14 代汰选抗性种群中分出一部分种群在停用药剂后继续饲养,测定第 22 和 30 代上述 3 种代谢酶活性,结果表明:随着

饲养世代数增多,酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶和多功能氧化酶 O-脱甲基活性均呈显著下降趋势。上述结果进一步表明,斜纹夜蛾幼虫酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶和多功能氧化酶 O-脱甲基活性的提高是斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯抗性上升的重要原因,在消除药剂压力后这 3 种酶的活性会显著下降,抗性水平也随之降低。斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯抗性水平的变

化与解毒代谢酶活性的变化密切相关。

### 3 讨论

田间长期大量使用化学杀虫剂会导致害虫产生抗药性, 害虫抗药性是在药剂选择压力下的一种生存适应能力, 在害虫自身生理生化机能和种群内部遗传结构等方面都会发生相应的改变(唐振华和吴士雄, 2002)。生产上当害虫对某种杀虫剂产生较高水平抗性后, 常会停止使用该药剂, 而选择使用其他不同作用机理的药剂。停用后害虫抗性的减退速度和程度决定了该药剂能否被重新使用, 以及需要停用多长时间才能够被再使用。本文研究用的斜纹夜蛾是一个多抗性的田间种群, 对氯氟氰菊酯抗性已达到 543.7 倍, 但在室内用氯氟氰菊酯汰选还会快速提高其抗性水平, 达到 2 500 倍以上后抗性趋于稳定。这反映出田间抗性种群的抗性等位基因频率已经较高, 通过汰选进一步纯化了抗性等位基因, 提高了抗性等位基因频率。从第 15 代停止汰选后, 抗性快速下降, 说明抗性达到 2 500 倍的初期, 种群仍然存在敏感等位基因, 在去除药剂选择压力后抗性等位基因频率又下降。在未接触任何药剂的情况下田间种群的抗性水平缓慢下降, 至第 30 代仍然比敏感种群高 102.3 倍, 很难再恢复到敏感性水平。上述结果与棉蚜、棉铃虫和甜菜夜蛾对杀虫剂的抗性稳定性基本一致(吴孔明和刘芹轩, 1995; 吴益东等, 1996; 兰亦全和赵士熙, 2004; 刘永杰等, 2007)。种群抗性减退速度主要决定于种群抗性基因的纯合程度、显隐性和抗性基因型的相对适合度(唐振华和吴士雄, 2002)。斜纹夜蛾对溴氰菊酯的抗性为常染色体多基因控制, 抗性遗传方式为不完全显性(黄水金等, 2007)。斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯的抗性遗传方式很可能与之相似, 该种群的内部遗传结构已经发生改变, 抗性纯合子或杂合子个体很难消除。

解毒代谢酶活性提高是害虫对杀虫剂产生抗性的重要机理之一。与斜纹夜蛾敏感种群饲养多代后解毒代谢酶活性变化不明显相比, 该田间种群随着用氯氟氰菊酯汰选, 抗性不断升高, 酯酶、谷胱甘肽 S-转移酶和多功能氧化酶 O-脱甲基活性也随之上升; 停止汰选后抗性又迅速下降, 3 种酶的活性也显著下降。不同抗性水平之间 3 种解毒代谢酶活性也存在一定差异性, 这反映出斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯的抗性水平与解毒代谢酶活性密切相关, 解毒

代谢酶活性提高是斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯产生抗性的重要原因。在拟除虫菊酯类杀虫剂中适当加入一些解毒酶专一性抑制剂, 可起到一定增效作用。高水平的抗药性通常是由多种抗性机理共同作用的结果。拟除虫菊酯类杀虫剂的主要作用靶标是神经钠离子通道, 多种害虫对拟除虫菊酯类杀虫剂产生高水平抗性都与钠离子通道  $\alpha$  功能亚基发生点突变有关(唐振华等, 2004)。斜纹夜蛾对氯氟氰菊酯产生了极高水平的抗性, 其抗性机理除与解毒代谢酶活性提高和表皮穿透性降低(刘永杰等, 2009)有关外, 还可能涉及到作用靶标。

### 参 考 文 献 (References)

- Ahmad M, Arif MI, Ahmad M, 2007. Occurrence of insecticide resistance in field populations of *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) in Pakistan. *Crop Protection*, 26: 809–817.
- Armes NJ, Wightman JA, Jadhav DR, Ranga GV, 1997. Status of insecticide resistance in *Spodoptera litura* in Andhra Pradesh, India. *Pesticide Science*, 50: 240–248.
- Booth J, 1961. An enzyme from rat liver catalyzing conjugations with glutathione. *Biochemistry Journal*, 79: 516.
- Bradford MM, 1976. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein dye binding. *Analytic Biochemistry*, 72: 248–254.
- Chen QJ, Li GH, Pang Y, 2000. A simple artificial diet for mass rearing of some noctuid species. *Chinese Bulletin of Entomology*, 37(6): 325–327. [陈其津, 李广宏, 庞义, 2000. 饲养五种夜蛾科昆虫的一种简易人工饲料. *昆虫知识*, 37(6): 325–327]
- Finney DJ, 1971. Probit Analysis. Cambridge University Press, London.
- Han ZJ, Moores GD, Denholm I, Devonshire AL, 1998. Association between biochemical markers and insecticide resistance in the cotton aphid, *Aphis gossypii*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 62: 164–171.
- Hansen LG, Hodgson E, 1971. Biochemical characteristics of insect microsomes: N- and O-demethylation. *Biochemical Pharmacology*, 20: 1 569–1 573.
- Huang SJ, Jiang JL, Han ZJ, 2007. Relative fitness and inheritance mode of deltamethrin resistance in common cutworm, *Spodoptera litura* (Fab.). *Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis*, 29(1): 24–29. [黄水金, 江金林, 韩召军, 2007. 斜纹夜蛾抗溴氰菊酯品系的相对适合度和抗性遗传方式研究. *江西农业大学学报*, 29(1): 24–29]
- Huang SJ, Xu JF, Han ZJ, 2006. Baseline toxicity data of insecticides against the common cutworm *Spodoptera litura* (Fabricius) and a comparison of resistance monitoring methods. *International Journal of Pest Management*, 52(3): 209–213.
- Kim YG, Cho JR, Lee JN, Kang SY, Han SC, Hong KJ, Kim HS, Yoo JK, Lee JO, 1998. Insecticide resistance in the tobacco cutworm, *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Asia Pacific Entomology*, 1: 115–122.

- Kranthi KR, Jadhav DR, Kranthi S, Wanjarri RR, Ali SS, Russell DA, 2002. Insecticide resistance in five major insect pests of cotton in India. *Crop Protection*, 21: 449–460.
- Lan YQ, Zhao SX, 2004. The stability of resistance to three pyrethroids in *Spodoptera exigua* (Hübner). *Chinese Journal of Pesticide Science*, 6(1): 77–80. [兰亦全, 赵士熙, 2004. 甜菜夜蛾对三种拟除虫菊酯杀虫剂的抗性稳定性研究. 农药学报, 6(1): 77–80]
- Liu YJ, Shen JL, Jia BT, Lun CZ, 2007. Resistant reduction to lambda-cyhalothrin and activity change of multi-function oxidases in beet armyworm, *Spodoptera exigua*, under laboratory condition for non-selection pressure. *Acta Entomologica Sinica*, 2007, 50(4): 349–354. [刘永杰, 沈晋良, 贾变桃, 伦才智, 2007. 甜菜夜蛾不同世代氯氟氰菊酯抗性减退及多功能氧化酶系活性变化. 昆虫学报, 50(4): 349–354]
- Liu YJ, Shen JL, Yang TT, Xiao P, He J, 2009. Comparison of cuticular penetration between susceptible and lambda-cyhalothrin-resistant populations in *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae). *Scientia Agricultura Sinica*, 42(7): 2 386–2 391. [刘永杰, 沈晋良, 杨田堂, 肖鹏, 贺金, 2009. 氯氟氰菊酯对斜纹夜蛾抗性和敏感种群表皮穿透比较. 中国农业科学, 42(7): 2 386–2 391]
- Murugesan K, Dhingra S, 1995. Variability in resistance pattern of various groups of insecticides evaluated against *Spodoptera litura* (Fabricius) during a period spanning over three decades. *Journal of Entomological Research*, 19: 313–319.
- Niranjan K, Regupathy A, 2001. Status of insecticide resistance in tobacco caterpillar *Spodoptera litura* (Fabricius) in Tamil Nadu. *Pesticide Research Journal*, 13: 86–89.
- Rao G, Dhingra S, 1996. Shift in the susceptibility level of *Spodoptera litura* (Delhi and Guntur populations) to cypermethrin and fenvalerate. *Journal of Entomological Research*, 20: 225–227.
- Tang ZH, Wu SX, 2002. Heredity and Evolution of Insect Resistance to Pesticides. Shanghai Science and Technology Information Press, Shanghai. 284–288. [唐振华, 吴士雄, 2002. 昆虫抗药性的遗传与进化. 上海: 上海科学技术文献出版社. 284–288]
- Tang ZH, Yuan JZ, Zhuang PJ, Tao LM, 2004. The structure of sodium channels and gene mutations associated with knockdown resistance in insects. *Acta Entomologica Sinica*, 47(6): 830–836. [唐振华, 袁建中, 庄佩君, 陶黎明, 2004. 昆虫钠通道的结构和与击倒抗性有关的基因突变. 昆虫学报, 47(6): 830–836]
- Wu KM, Liu QX, 1995. Stability of resistance to several insecticides in cotton aphid. *Acta Entomologica Sinica*, 38(2): 253–255. [吴孔明, 刘芹轩, 1995. 棉蚜对杀虫剂抗性的稳定性. 昆虫学报, 38(2): 253–255]
- Wu SC, Gu YZ, Wang DS, 1995. Resistance of the tobacco army moth (*Prodenia litura*) to insecticides and its control. *Acta Agriculturae Shanghai*, 1995, 11(2): 39–43. [吴世昌, 顾言真, 王冬生, 1995. 斜纹夜蛾的抗药性及其防治. 上海农业学报, 11(2): 39–43]
- Wu YD, Shen JL, Tan FJ, You ZP, 1996. Stability of pyrethroids resistance in *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Acta Entomologica Sinica*, 39(4): 342–346. [吴益东, 沈晋良, 谭福杰, 尤子平, 1996. 棉铃虫对拟除虫菊酯抗性稳定性研究. 昆虫学报, 39(4): 342–346]
- Yu CH, Gao XW, 2005. Cytochrome P450 CO difference spectra in *Helicoverpa armigera* (Hübner). *Acta Entomologica Sinica*, 48(2): 301–304. [于彩虹, 高希武, 2005. 棉铃虫细胞色素 P450 CO 差光谱的测定. 昆虫学报, 48(2): 301–304]
- Zhou XM, Huang BQ, 2002. Insecticide resistance of the common cutworm (*Spodoptera litura*) and its control strategies. *Chinese Bulletin of Entomology*, 39(2): 99–102. [周晓梅, 黄炳球, 2002. 斜纹夜蛾抗药性及其防治对策的研究进展. 昆虫知识, 39(2): 99–102]

(责任编辑: 赵利辉)